

植物水孔蛋白的亚细胞分布与生理功能研究浅析*

庞永奇¹⁾ 王高奇²⁾ 王旭初¹⁾ 陈 珈²⁾ 王学臣^{2)**}

(¹⁾ 中国热带农业科学院热带生物技术研究所, 农业部热带作物生物学与遗传资源利用重点实验室, 海口 571101;

(²⁾ 中国农业大学生物学院, 植物生理学与生物化学国家重点实验室, 北京 100193)

摘要 水孔蛋白(aquaporin, AQP)因具有水转运活性而得名,然而随着研究的深入,水孔蛋白转运活性的多样性与生理功能的多样性不断被报道.本文综合分析了植物水孔蛋白亚细胞定位与功能多样性的研究进展,重点综述了植物水孔蛋白广泛的亚细胞分布特点,以及亚细胞上的再分布现象与植物水孔蛋白生理功能多样性间的关系,并对植物水孔蛋白研究中存在的问题及研究方向进行了分析,认为水孔蛋白多样化的生理功能的作用机制需要结合其组织定位与亚细胞定位进行分析才能揭示.

关键词 水孔蛋白, 转运活性, 功能多样性, 亚细胞定位

学科分类号 Q94, Q51

DOI: 10.3724/SP.J.1206.2011.00617

水孔蛋白(aquaporin, AQP)是指一类能选择性高效转运水分子的通道蛋白,分子质量一般在 23~31 ku 之间,属于古老的膜内在蛋白(major intrinsic protein, MIP)超家族,广泛存在于植物、动物、微生物等各类生物体中,各生物体中的水孔蛋白具有高度保守的结构特征与功能结构域^[1-2].水孔蛋白功能的确定最早是在 1992 年, Preston 等^[3]利用爪蟾卵母细胞异源表达系统成功证明了从人红细胞质膜分离的 CHIP28 的水转运活性,CHIP28 作为第一个被证实的水通道蛋白被定名为 AQP1.水孔蛋白家族成员的纳入主要是通过氨基酸序列的同源性以及保守的功能结构域比对进行归类划分,随后再对其转运活性进行相应验证,因此后来发现,某些水孔蛋白成员除了水转运活性以外还具有其他一些中性小分子或某些气体分子的转运活性、甚至某些成员没有水转运活性而具有其他一些转运活性而仍然归类于水孔蛋白家族.近期, Gupta 等^[4]汇总了 341 种生物的 1 008 个水孔蛋白基因的信息,并对其结构特点进行了系统分析与整理,建立了较为齐备的数据库 MIPModDB,相应资料可从 <http://bioinfo.iitk.ac.in/MIPModDB/statistics.php> 网站进行查阅.表 1 中对部分模式生物中的水孔蛋白家族进行了整理.

除了在不同物种材料中不断有新的水孔蛋白被发现,有关水孔蛋白转运活性多样性及生理功能多样性等方面的研究也在不断深入,尤其是水孔蛋白在特定的亚细胞位置表现特定转运功能的发现,使得我们对水孔蛋白的作用方式有了更多的了解^[5-7].本实验室于 20 世纪末即开始对逆境,尤其是保卫细胞相关的水孔蛋白,展开研究^[8-10],近年来通过对拟南芥水孔蛋白家族大部分成员的系统研究,我们在水孔蛋白硼营养及互作蛋白调控等方面有了一些新的研究结果^[11-12].同时,在研究中我们也发现只有将 AQP 的转运活性与其亚细胞定位相结合才能更准确地揭示水孔蛋白的生理功能.目前已有一些关于水孔蛋白的结构特征、生理功能以及活性调控等方面的综述讨论^[13-16],本文着重对植物 AQP 的亚细胞分布结合转运活性与生理功能进行综合分析.

* 国家自然科学基金(31200199), 国家重点基础研究发展计划(973)(2012CB114204)和中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(ITBB110102)资助项目.

** 通讯联系人.

Tel: 010-62732706, E-mail: xcwang@cau.edu.cn

收稿日期: 2011-12-26, 接受日期: 2012-02-27

Table 1 Number, tissue distribution and transport selectivity of family aquaporin in model organisms
表 1 模式生物水孔蛋白家族的成员数、组织分布及转运选择性

模式生物	拉丁学名	个数	组织 / 细胞分布	转运选择性
拟南芥	<i>Arabidopsis thaliana</i>	35	根、茎、叶、花、荚、种子等部位广泛分布	水、甘油、氨水、尿素、CO ₂ 、H ₂ O ₂ 、硼酸、乳酸、砷酸等
球莴苣	<i>Physcomitrella patens</i>	23	配子托	水、甘油
斑马鱼	<i>Danio rerio</i>	18	脑、眼、肠、肾、肝、卵巢、睾丸、皮肤、肌肉等广泛分布	水、尿素、甘油
小鼠	<i>Mus musculus</i>	13	晶状体、红细胞、心肝肾等脏器以及各腺体等广泛分布	水、甘油、尿素、H ₂ O ₂ 、CO ₂ 、NO、砷酸等
果蝇	<i>Drosophila melanogast</i>	8	体壁、马氏管、脑组织等	水
线虫	<i>Caenorhabditis elegans</i>	8	肠、排泄细胞、皮下组织等	水、甘油
酵母	<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	2	质膜	水
大肠杆菌	<i>Escherichia coli</i>	2	质膜	水、甘油

1 植物水孔蛋白亚细胞分布的多样性

早期人们根据植物水孔蛋白的亚细胞定位情况、氨基酸序列的同源性以及其他结构功能特征大致将其分为 4 类：质膜内在蛋白(plasma membrane intrinsic proteins, PIPs)、液泡膜内在蛋白(tonoplast membrane intrinsic proteins, TIPs)、类 Nodulin26 (NoD26)内在蛋白(Nodulin26-like MIPs, NIPs)和小的基本内在蛋白(small and basic intrinsicproteins, SIPs)^[17-18]。随后在对苔藓植物球莴苣中发现的水孔蛋白家族进行分类时，根据其蛋白质序列结构及转

运功能的特点新增了类 GlpF (glycerol facilitator)膜内在蛋白(GlpF-like intrinsic proteins, GIPs)、HIPs (hybrid intrinsic proteins)和 XIPs (X intrinsic proteins, XIPs)三个类别^[19-21]。尽管未发现确定的亚细胞定位信号^[14, 22]，水孔蛋白亚细胞分布的多样化已经突破了最初分类的认识，目前在质膜、液泡膜、内质网膜^[23]、叶绿体膜^[7]、线粒体膜^[24]等膜系统均有存在水孔蛋白的报道(图 1)。并且也发现在不同组织部位及不同环境下，水孔蛋白在亚细胞水平上存在着再分布(redistribution)现象^[14, 25]，对其亚细胞分布状态的分析有助于对其转运活性及生理功能的理解。

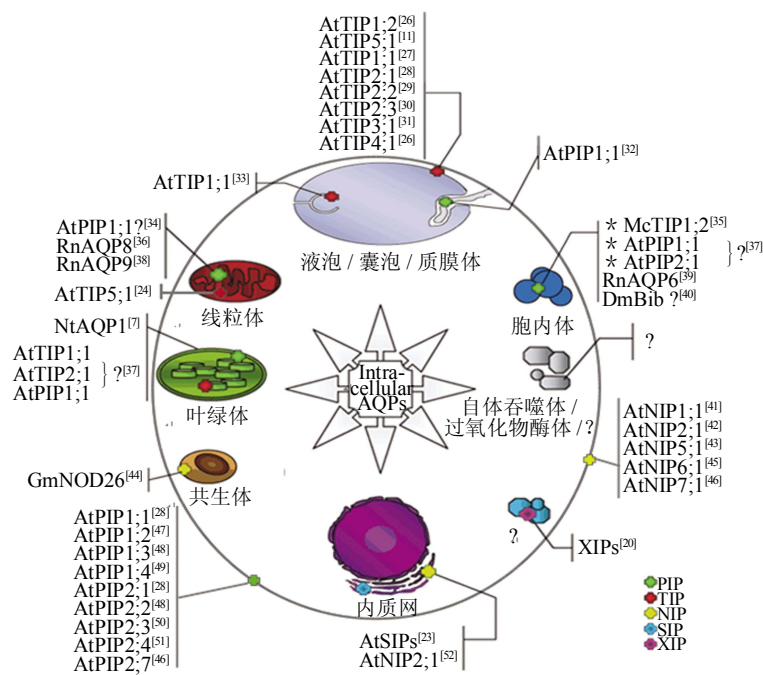


Fig. 1 Diversity of subcellular localization profiles of aquaporins (modified from reference[14])
图 1 水孔蛋白亚细胞分布的多样性(修改自参考文献[14])

2 植物水孔蛋白功能的多样性

水孔蛋白以转运水而得名,然而随着研究的拓展,已发现该族成员中存在其他许多中性小分子物质的转运活性,如甘油、尿素、 NH_3 和 NH_4^+ 、 CO_2 、 H_2O_2 ^[53]、硼酸^[43]、硅酸^[54]、乳酸^[42]以及砷酸^[44]等,且某一蛋白质单独或与其他蛋白质互作而可能具有几种转运活性^[13]。其在某一特定分布时是否同时发挥几种转运活性以及存在怎样的调控有待验证。同时,由于水孔蛋白的转运活性多通过爪蟾卵母细胞等异源表达系统证明,在植物体内是否具有相应的转运活性则需要进一步分析。

3 植物水孔蛋白的亚细胞定位与生理功能

水孔蛋白的表达具有较强的时空特异性,在需要水分大量流动的组织 and 器官中,水孔蛋白的表达量相对较高,如根表皮、外皮层和内皮层细胞、靠近木质部导管的木薄壁细胞、韧皮部伴胞、保卫细胞等。所谓“在其位,司其职”,水孔蛋白生理功能的发挥与其表达的时期及其存在的部位密切相关,其功能涵盖了种子的成熟与萌发^[55-56]、细胞伸长^[57-58]、根的生长^[59]、叶子的伸展与运动^[60]、花瓣的展开^[58]、花粉及胚珠发育^[61-62]等一系列的生理过程。下文主要针对水孔蛋白在氮营养代谢、硼营养代谢、 CO_2 代谢及硅代谢等方面的生理功能,结合其亚细胞定位情况进行简要分析。

3.1 水孔蛋白与水分代谢

植物的生长发育在很大程度上依赖于对水分的有效利用。水孔蛋白在实现水分的快速跨膜运输、有效调节细胞内外的渗透平衡过程中发挥着重要功能。在细胞、亚细胞水平,定位于质膜的水孔蛋白主要负责水分的吸收和外排,定位于细胞质膜内陷形成的质膜体上的水孔蛋白有助于质体与液泡间的水分运输,定位于液泡膜的水孔蛋白则在调节膨压方面发挥功能。对整株植物来说,植物水孔蛋白的特异性分布,表明该区域发生了强烈的水分跨细胞流动。有关水孔蛋白水转运活性以及相关生理功能方面已有详细综述^[60,63-64],此处不再赘述。

3.2 水孔蛋白与氮营养代谢

氮源作为植物生长所需的大量营养元素,其重要性不言而喻。水孔蛋白以其 NH_3 、 NH_4^+ 以及尿素转运活性参与氮代谢过程。Liu 等利用酵母突变体功能互补实验发现,拟南芥的 *AtTIP1;1*、*AtTIP1;2*、*AtTIP2;1* 以及 *AtTIP4;1* 具有尿素转运活性,并推测

其可能担负着将细胞质中的尿素转移并贮存于液泡中的职责,从而从亚细胞水平对尿素的营养需要与高浓度时的毒害效应进行协调^[26,65]。液泡以及液泡膜定位的水孔蛋白及其他转运体在营养物质代谢平衡中的调节作用值得关注。

Soto 等^[66]利用爪蟾卵母细胞异源表达系统研究发现, *AtPIP2;3* 分别与 *AtTIP5;1* 或 *AtTIP1;3* 进行共注射时均可表现出明显的尿素转运活性,后 2 个基因主要在花粉中强表达,推测这 3 个基因可能参与花粉发育过程中的氮营养代谢。进一步的研究发现,在缺乏氮营养条件下的花粉体外培养实验中,拟南芥 *AtTIP1;3*、*AtTIP5;1* 的单突变体或二者的双突变体均表现为花粉管伸长受阻的表型,表明这 2 个基因对于花粉发育过程中的氮营养利用是必需的,利用 LAT52 花粉特异表达的启动子驱动 *GFP-TIP5;1* 表达进行亚细胞定位分析的研究结果表明,该融合蛋白定位于花粉管中的线粒体上,推测该基因可能对线粒体上的尿素代谢发挥功能^[24]。然而,根据近期 Borg 等^[67]的报道及我们早期的研究结果, *AtTIP5;1* 基因自身启动子驱动 *TIP5;1-GFP* 表达时该蛋白质在花粉中特异性定位于精细胞而非线粒体,表明 *AtTIP5;1* 可能在精细胞发挥功能。*AtPIP2;3* 是否也能在精细胞定位则未见报道, *AtTIP5;1* 是否能够在精细胞发挥尿素转运功能,或者是通过其水转运活性影响精细胞的发育继而影响到花粉对氮营养的利用才表现出花粉在缺氮培养基上的表型,则需要进一步验证。

3.3 水孔蛋白与硼营养代谢

硼作为微量必需元素对植物的生长发育具有关键性的制约作用,近期的研究表明,植物体发展出一系列精密系统维系植物体内外的硼代谢平衡^[68],水孔蛋白也在其中扮演着重要角色。拟南芥中被证明与硼代谢相关的水孔蛋白有:受低硼诱导在根尖及根毛处强表达的 *AtNIP5;1*;主要在幼嫩叶片的叶柄、花的基部、茎节处尤其是韧皮部的伴胞中表达的 *AtNIP6;1*;以及在花蕾中花粉粒发育的第 9 至 11 期选择性表达的 *AtNIP7;1*。研究结果表明三者均定位于细胞质膜。在低硼条件下,拟南芥硼的高效吸收依赖于 *AtNIP5;1* 在根部的表达。T-DNA 插入突变体材料的数据表明,在低硼环境中, *AtNIP5;1* 的缺失严重影响植物根的伸长及茎叶的发育,成株则表现为“花而不实”的典型缺硼症状^[43]; *AtNIP6;1* 的缺失则严重影响硼向幼叶部位的有效转运,幼叶小且卷曲^[45]; *AtNIP7;1* 的缺失使得

花发育尤其是花粉管的萌发伸长受到影响, 表明 *AtNIP7;1* 可能在花粉发育过程中的硼吸收利用中发挥功能^[69-70]. 最新研究结果表明, *AtNIP5;1* 的 5' 非翻译区在高硼时该基因 mRNA 的降解是必要元件^[71], *AtNIP5;1* 的缺失可以避免环境中的硼通过该孔道进入植物体内. *AtNIP5;1* 定位于根表皮细胞偏向于外侧的细胞膜上^[72], 从而促进环境中的硼向细胞内运输, 这从一个侧面也说明水孔蛋白在细胞以及亚细胞上的局部分布对于功能的发挥具有重要作用.

营养元素在亚细胞分布上的变化情况有助于对亚细胞转运器转运功能的理解, 目前已有硼在植物体亚细胞分布的报道^[73-75], 但是尚无硼在内膜系统中运输的分子方面的证据支持. 我们近期的研究显示, 超表达 *AtTIP5;1* 可显著提高植株的高硼耐受性, 同时体内硼含量增加^[11], 推测高硼处理时在超表达株系中可能存在硼的再分布现象, 从而在亚细胞水平对硼的营养需要与高浓度时的毒害效应进行协调. 最新研究结果表明, 在水稻种子中, 硼会在胚乳及糊粉层中存储, 以满足低硼环境中种子萌发及幼苗生长的需要^[76], 该研究可能为硼在亚细胞转运方面的研究提供一些新的思路.

3.4 水孔蛋白与 CO₂ 代谢

二氧化碳作为呼吸的产物以及光合作用的底物, 其在生物体内的运输极为重要. 水孔蛋白的二氧化碳转运活性最早在哺乳动物中被发现^[77]. Terashima 和 Ono^[78]对蚕豆叶片的表皮条进行不同浓度的 HgCl₂ 处理, 发现叶肉细胞 CO₂ 导度下降 30%~40%, 提出叶肉细胞的细胞膜上可能存在对汞敏感的水孔蛋白参与 CO₂ 运输的设想. Uehlein 等^[79]通过爪蟾卵母细胞异源表达系统首次证明定位于细胞质膜的 *NtAQPI* 具有 CO₂ 转运活性, 并通过对反义 RNA 降低 *NtAQPI* 表达的转基因株系及过量表达转基因烟草株系的净光合作用的分析初步证明其在植物体内具有 CO₂ 转运活性. Flexas 等^[80]对 *NtAQPI* 进一步分析, 发现在烟草中 *NtAQPI* 介导 CO₂ 在叶肉内运输, 在饱和光照下, *NtAQPI* 过量表达的转基因烟草植株的光合作用速率提高 20%, 而反义植株的叶肉对 CO₂ 的导度和光合作用速率分别下降 13% 和 30%. Uehlein 等^[7]的研究发现 *NtAQPI* 除了在质膜定位外还存在于叶绿体内膜; 光照条件下, RNAi 转基因烟草光合速率比野生型下降 15%, 但是二者的叶内 CO₂ 分压则相近; RNAi 材料的叶绿体内膜对 CO₂ 的通透性比野生型

降低 89%, 而叶绿体内膜对水的通透性则与野生型相近; 但是 RNAi 材料的细胞质膜对 CO₂ 的通透性没有变化, 而对水的通透性约有野生型的 50%. 以上结果表明 *NtAQPI* 在叶绿体内膜上主要通过 CO₂ 转运活性发挥生理功能, 而在细胞质膜上则主要通过水转运活性发挥生理功能. Uehlein^[7]在研究中同时也发现细胞质膜的 CO₂ 通透性至少是叶绿体膜的 5 倍, 表明细胞质膜上可能存在其他与 CO₂ 转运相关的通道.

Hanba 等^[81]对大麦质膜水孔蛋白 *HvPIP2;1* 的研究发现, 在水稻(*Oryza sativa*)中过量表达 *HvPIP2;1* 的转基因株系的气孔 CO₂ 导度(*g_s*)相对野生型提高 27%, CO₂ 在叶片内的扩散速率(*g_i*)增强 40%, 植株对 CO₂ 的同化效率提高 14%. Katsuhara 和 Hanba^[82]对 *HvPIP2;1* 基因的水转运活性和 CO₂ 转运活性及其在水分利用及 CO₂ 同化作用中的功能做了进一步阐释. Aharon 等^[83]在烟草中过量表达拟南芥质膜水孔蛋白 *AtPIP1b(AtPIPI;2)* 后发现, 在最适培养条件下, 过量表达植株的生长速率和蒸腾速率显著加快, 同时其上、下表皮的气孔密度和光合作用效率均有所增加, 但是在进行干旱胁迫处理时, 过量表达植株更早出现萎蔫. 以上现象可能是 *AtPIP1b* 的表达量增加使得植物体的水分消耗加剧以及代谢加强所引发. Postaire 等^[84]通过野生型与 *AtPIPI;2* 突变体的叶肉细胞原生质体膨胀试验(*swelling assay*)证明其具有水转运活性, 同时也发现突变体根的水导度比野生型下降 20%~30%, 而 *AtPIPI;2* 在根、叶等部位均有较强表达, 表明 *AtPIPI;2* 也参与整株的水导(*whole-plant hydraulics*). 近期, Heckwolf 等^[85]利用酵母异源表达系统证明, *AtPIPI;2* 单独表达时不能表现水转运活性, 但是可以表现出 CO₂ 的转运活性; 利用拟南芥 T-DNA 插入突变体 *atpip1;2*、*atpip2;3* 以及 *atpip1;2* 的功能回补株系的数据对比分析, 表明拟南芥中 *AtPIPI;2* 基因的缺失会导致叶片组织中 CO₂ 导度(*g_m*)下降 40%, 由此可以证明位于质膜上的 *AtPIPI;2* 通过 CO₂ 的转运在光合作用过程中发挥功能. 近期 Uehlein 等^[86]设计的新的实验方案通过活体叶片扫描 pH 微电极(*scanning pH microelectrode*)技术证实 *AtPIPI;2* 在叶片 CO₂ 转运过程中的重要作用. 叶片中水孔蛋白介导水分与 CO₂ 的运输(图 2b)已有讨论, 怎样将组织及亚细胞定位与转运活性结合起来揭示水孔蛋白详细的作用机制仍需进一步研究.

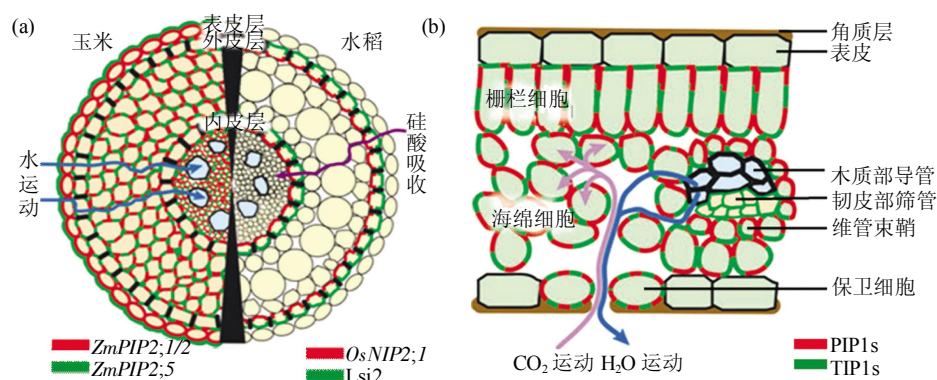


Fig. 2 Aquaporin-mediated transport of water and solutes in roots (a) and leaves (b)^[13]

图2 植物根部与叶片中的水孔蛋白介导的水及其他物质的运输^[13]

3.5 水孔蛋白与硅代谢

尽管未被列入必需元素, 硅对植物生长的重要性早就引起了人们的广泛重视. 对于甘蔗、水稻、小麦、大麦等禾本科植物, 硅肥的施用能显著提高植物耐生物胁迫及非生物胁迫的能力、提高作物的产量和品质^[85-86]. 在水稻中, 主要在主根和侧根中表达并定位于根外皮层和内皮层凯氏带细胞外侧质膜的 *Lsi1(OsNIP2;1)* 为硅酸的输入转运体(图 2a), 能够促进根部对硅酸的吸收^[54]; 主要在根未成熟区、叶片和叶鞘木质部薄壁细胞靠近导管一侧细胞表达并定位于质膜的 *Lsi6(OsNIP2;2)* 则为硅酸的外排转运体, 能够将硅元素从木质部运出, 并影响硅在叶中的分布^[87]. 有关硅转运相关的研究可参见综述^[88-89]. 近期, Moore 等^[90]在对硅酸同时也是砷酸的外排转运体 *Lsi2* 的水稻突变体进行 As 和 Si 的亚细胞分布分析时发现: 在突变体 *lsi2* 中 As 会在内胚层细胞及一些木质部薄壁细胞的液泡中聚集, 而 Si 则在一些内胚层细胞的细胞壁上累积. 这一方面表明植物体内可能存在定位于液泡膜上的砷酸转运体, 通过砷酸的液泡区室化来缓解砷酸对细胞的毒害效应; 另一方面也表明可能不存在液泡膜定位的硅酸转运体, 但是有可能在细胞壁上存在硅的受体或其他结合蛋白, 这可能与硅在胁迫环境中发挥功能相关.

4 水孔蛋白在亚细胞定位上的再分布

水孔蛋白在亚细胞定位上的变化可能同时伴随着转运活性及生理功能的变化. 前面已经提到了 *NtAQPI* 在质膜和叶绿体内膜上的不同定位会分别

表现出水转运活性或 CO₂ 转运活性. 这种定位上的变化在 *PIP1s* 亚类上表现得尤为明显. 利用爪蟾卵母细胞异源表达系统进行水转运活性检测的结果表明, 大多数 *PIP1* 蛋白的活性较低或者没有活性, 而 *PIP2* 蛋白的活性则明显高于 *PIP1* 蛋白, 但是, 当 *PIP1* 与 *PIP2* 共同表达时则表现出明显高于单独表达 *PIP2* 作用时的水转运活性. 同时也可以发现, *PIP1* 在亚细胞定位上有所变化, 单独进行基因表达时, *PIP1* 蛋白定位于内质网, *PIP2* 蛋白定位于细胞质膜上, 而共表达时 *PIP1* 则与 *PIP2* 共定位于细胞膜上. 类似的现象在 *ZmPIP1;2* 与 *ZmPIP2s*^[91-92]、*MpPIP1;1* 与 *MpPIP2;1*^[93]、*AtPIP1;4* 与 *AtPIP2;1*^[49]、*NtPIP1;1* 与 *NtPIP2;1*^[94]、*HvPIP1* 与 *HvPIP2*^[95] 均有报道. 以上研究结果表明 *PIP* 两大亚类蛋白质之间能够通过相互作用调控其转运活性与亚细胞定位情况, 并由此协同发挥其所在特定部位的特定功能.

此外, 也有其他一些水孔蛋白存在不同亚细胞定位的报道. *AtNIP2;1* 最初被报道时 Mizutani 等^[52]利用来自拟南芥根部悬浮培养的细胞系制备原生质体, 通过瞬时表达系统发现其定位于内质网上, 利用酵母系统证明其具有较弱的水转运活性. 而 Choi 和 Roberts^[42]利用拟南芥叶肉细胞制备的原生质体进行瞬时表达, 以及对稳定过量表达 *AtNIP2;1::YFP* 融合基因的转基因材料根部的荧光共聚焦显微观察均发现其定位于质膜, 利用爪蟾卵母细胞除了发现微弱的水及甘油转运活性外, 还发现其具有较强的乳酸转运活性. 此定位上的不同以及转运活性的差异表明在不同系统中可能存在某些调节因子, 详细情况有待研究. Vera-Estrella 等^[95]

通过免疫荧光标记技术证明甘露醇诱导的渗透胁迫可导致冰草 *McTIP1;2* 在液泡上重新分布, 并发现 *McTIP1;2* 的重新分布涉及它的糖基化和 cAMP- 依赖的信号转导. 在常规培养条件下, *AtPIP2;1* 主要定位于细胞质膜上, 但在盐胁迫处理条件下, 可诱导 *AtPIP2;1* 定位于细胞内的其他结构上^[28, 96], 这可能是植物体主动调控水通道的位置从而减少外界高盐环境中体内水分向外流失的一项防御策略. Li 等^[97]发现, *AtPIP2;1* 的内化(internalization)涉及到对酪氨酸磷酸化抑制剂 A23 敏感的网格蛋白依赖途径和甲基- β - 环糊精敏感的膜筏相关途径这两种方式的作用, 在 NaCl 处理条件下, *AtPIP2;1* 的亚细胞迁移主要与膜筏途径相关. Sorieul 等^[98]通过定点突变、融合荧光蛋白进行稳定表达以及荧光共聚焦显微镜观察技术, 证明 *AtPIP2;1* 的 N 端存在内质网运出的信号肽(Asp4-Val5-Glu6), 同时也发现 *AtPIP2;1-GFP* 与 *AtPIP1;4-mCherry* 共表达可共定位于质膜, 而对 *AtPIP2;1* 的内质网运出信号肽进行定点突变后再与 *AtPIP1;4-mCherry* 共表达时则二者均在质膜滞留, 表明可能存在其他与这两个蛋白质的聚合体互作的蛋白质阻止其向质膜的转运.

以上结果表明, 水孔蛋白在植物体内具有的多重转运活性、具有不同的调控模式. 有关互作蛋白的筛选有助于提供 AQP 进行物质转运时可以协作的基因, 其亚细胞定位以及调控方式的确定则需要借助植物本体及异源表达系统验证等方面的信息进行综合分析才可以得到更详尽的数据, 也更能增强对该基因生理功能的理解.

5 存在问题及未来研究方向浅析

近 10 年来, 植物水孔蛋白的功能研究受到极大重视并取得了一系列研究成果. 相应地又有更多需要探知的问题呈现. 在这里, 我们主要针对亚细胞定位及生理功能进行讨论.

a. 水孔蛋白是否存在更多新的转运活性. 水孔蛋白的水转运以及其他一系列中性小分子转运活性的发现, 在一定程度上打破了许多固有的小分子自由扩散的传统认识. 已知水孔蛋白具有 NH_3 、 CO_2 气体的转运活性, 那么是否也能转运 NO 、 O_2 等气体分子呢? Ivanov 等^[99]通过对脂膜的氧气渗透系数(O_2 permeability coefficients)的分析提出存在 O_2 通道蛋白的可能, Koder 等^[100]则着手进行了 O_2 转运蛋白的工程设计, 水孔蛋白是否也能参与其中, 值

得期待.

b. 水孔蛋白亚细胞定位的界定. 目前所进行的亚细胞定位分析大多来自瞬时表达、或者稳定过量表达的结果, 这在一定程度上可以反映蛋白质的定位情况, 但是由于表达量的变化、表达位置的不同以及可能存在某些调控因子, 这些方法可能难以呈现基因的真实定位情况. 如果分析超表达材料的表型, 采用超表达融合标记基因的稳表达材料进行定位分析是可行的. 但是, 如果研究基因在生物体内的天然功能, 利用自身启动子驱动基因融合标记的表达或者采用免疫原位杂交的方法所得到的结果可能会更准确.

c. 转运活性多样性的分析需要与组织定位及亚细胞定位相结合. 尽管蛋白质在相似的环境中也能发挥其原本具有的功能, 但是蛋白质只有在其本来的位置, 功能发挥得才更“自然”(native). 前面提到 *NtAQPI* 在质膜主要表现水转运活性, 而在叶绿体内膜主要表现 CO_2 转运活性, 类似的现象是否在其他水孔蛋白也存在, 其定位以及功能的特异性如何, 这些需要在后面的研究中加以注意. 本着“研以致用”的观点, 是否可以对蛋白质进行针对性设计, 比如从定位信号的改变、功能结构域的改变、调控位点的修饰等方面入手, 使之出现在合适的时间、合适的地点, 发挥合适的功能. 蛋白质定向设计与改造工程也许能在水孔蛋白的应用中带来一些有意思的结果.

d. 互作蛋白及活性调控的研究. 水孔蛋白本身即为“团队作战”的典范, 研究表明, 水孔蛋白需要以同源四聚体的形式存在才能发挥功能, 也有证据表明水孔蛋白异源四聚体的存在可导致亚细胞定位上的变化以及发挥不同的功能. 有关水孔蛋白活性调节的方式已发现很多, 但是, 是否在其他水孔蛋白也存在类似的调控、或者存在其他的调控方式仍需进一步研究. 在植物体内, 水孔蛋白是否出现在某一部位、出现多少, 在某一特定部位何时出现、何时发挥功能、以及发挥何种转运功能或是同时发挥多样的转运功能均有待进一步深入研究. 期待水孔蛋白的研究会有更多新奇的发现.

致谢 衷心感谢谢海燕女士在本文撰写过程中提供的热心帮助. 衷心感谢评审专家提出的宝贵意见推动本文的深入分析与讨论.

参 考 文 献

- [1] Agre P. Aquaporin water channels (Nobel lecture). Angewandte Chemie International Edition, 2004, **43**(33): 4278–4290
- [2] Benga G. Birth of water channel proteins--the aquaporins. Cell Biol Intg, 2003, **27**(9): 701–709
- [3] Preston G M, Carroll T P, Guggino W B, *et al.* Appearance of water channels in *Xenopus oocytes* expressing red cell CHIP28 protein. Science, 1992, **256**(5055): 385–387
- [4] Gupta A B, Verma R K, Agarwal V, *et al.* MIPModDB: a central resource for the superfamily of major intrinsic proteins. Nucleic Acids Res, 2012, **40**(Database issue): D362–369
- [5] Heckwolf M, Pater D, Hanson D T, *et al.* The *Arabidopsis thaliana* aquaporin AtPIP1;2 is a physiologically relevant CO₂ transport facilitator. Plant J, 2011, **67**(5): 795–804
- [6] Postaire O, Tournaire-Roux C, Grondin A, *et al.* A PIP1 aquaporin contributes to hydrostatic pressure-induced water transport in both the root and rosette of *Arabidopsis*. Plant physiol, 2010, **152**(3): 1418
- [7] Uehlein N, Otto B, Hanson D T, *et al.* Function of *Nicotiana tabacum* aquaporins as chloroplast gas pores challenges the concept of membrane CO₂ permeability. Plant Cell, 2008, **20**(3): 648–657
- [8] Zhu M, Wang X, Chen J. Identification and role of plasma membrane aquaporin in maize root. Chinese Sci Bull, 2000, **45**(16): 1493–1496
- [9] Huang R, Zhu M, Kang Y, *et al.* Identification of plasma membrane aquaporin in guard cells of *Vicia faba* and its role in stomatal movement. Acta Bot Sin, 2002, **44**(1): 42–48
- [10] Cui X, Hao F, Chen H, *et al.* Isolation and expression of an aquaporin-like gene VtPIP1 in *Vicia faba*. Prog Nat Sci, 2005, **15**(6): 496–501
- [11] Pang Y, Li L, Ren F, *et al.* Overexpression of the tonoplast aquaporin AtTIP5; 1 conferred tolerance to boron toxicity in *Arabidopsis*. J Genet Genomics, 2010, **37**(6): 389–397
- [12] Li L J, Ren F, Wei P C, *et al.* Identification of AtSM34, a novel tonoplast intrinsic protein-interacting polypeptide expressed in response to osmotic stress in germinating seedlings. Chinese Sci Bull, 2011, **56**(33): 3518–3530
- [13] Maurel C, Verdoucq L, Luu D T, *et al.* Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions. Annu Rev Plant Biol, 2008, **59**(1): 595–624
- [14] Wudick M, Luu D, Maurel C. A look inside: localization patterns and functions of intracellular plant aquaporins. New Phytol, 2009, **184**(2): 289–302
- [15] 李红梅, 万小荣, 何生根. 植物水孔蛋白最新研究进展. 生物化学与生物物理进展, 2010, **37**(1): 29–35
Li H M, Wan X R, He S G. Prog Biochem Biophys, 2010, **37**(1): 29–35
- [16] 阮想梅, 李登弟, 李学宝. 植物水孔蛋白的功能和调控. 植物生理学通讯, 2009, **45**(1): 1–7
Ruan X M, Li D D, Li X T. Plant Physiol Commun, 2009, **45**(1): 1–7
- [17] Johanson U, Karlsson M, Johansson I, *et al.* The complete set of genes encoding major intrinsic proteins in *Arabidopsis* provides a framework for a new nomenclature for major intrinsic proteins in plants. Plant Physiol, 2001, **126**(4): 1358–1369
- [18] Johanson U, Gustavsson S. A new subfamily of major intrinsic proteins in plants. Mol Biol Evol, 2002, **19**(4): 456–461
- [19] Gustavsson S, Lebrun A, Norden K, *et al.* A novel plant major intrinsic protein in *Physcomitrella patens* most similar to bacterial glycerol channels. Plant Physiol, 2005, **139**(1): 287–295
- [20] Danielson J A, Johanson U. Unexpected complexity of the aquaporin gene family in the moss *Physcomitrella patens*. BMC Plant Biol, 2008, **8**: 45
- [21] Bienert G P, Bienert M D, Jahn T P, *et al.* *Solanaceae* XIPs are plasma membrane aquaporins that facilitate the transport of many uncharged substrates. Plant J, 2011, **66**(2): 306–317
- [22] Maeshima M, Ishikawa F. ER membrane aquaporins in plants. Pflugers Arch, 2008, **456**(4): 709–716
- [23] Ishikawa F, Suga S, Uemura T, *et al.* Novel type aquaporin SIPs are mainly localized to the ER membrane and show cell-specific expression in *Arabidopsis thaliana*. FEBS Lett, 2005, **579**(25): 5814–5820
- [24] Soto G, Fox R, Ayub N, *et al.* TIP5;1 is an aquaporin specifically targeted to pollen mitochondria and is probably involved in nitrogen remobilization in *Arabidopsis thaliana*. Plant J, 2010, **64**(6): 1038–1047
- [25] Maurel C, Santoni V, Luu D T, *et al.* The cellular dynamics of plant aquaporin expression and functions. Curr Opin Plant Biol, 2009, **12**(6): 690–698
- [26] Liu L, Ludewig U, Gassert B, *et al.* Urea transport by nitrogen-regulated tonoplast intrinsic proteins in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 2003, **133**(3): 1220–1228
- [27] Häfte H, Hubbard L, Reizer J, *et al.* Vegetative and seed-specific forms of tonoplast intrinsic protein in the vacuolar membrane of *Arabidopsis thaliana*. Plant Physiol, 1992, **99**(2): 561–570
- [28] Boursiac Y, Chen S, Luu D T, *et al.* Early effects of salinity on water transport in *Arabidopsis* roots. Molecular and cellular features of aquaporin expression. Plant Physiol, 2005, **139**(2): 790–805
- [29] Hicks G R, Rojo E, Hong S, *et al.* Geminating pollen has tubular vacuoles, displays highly dynamic vacuole biogenesis, and requires VACUOLESS1 for proper function. Plant Physiol, 2004, **134**(3): 1227–1239
- [30] Loqué D, Ludewig U, Yuan L, *et al.* Tonoplast intrinsic proteins AtTIP2;1 and AtTIP2;3 facilitate NH₃ transport into the vacuole. Plant Physiol, 2005, **137**(2): 671–680
- [31] Hunter P R, Craddock C P, Di Benedetto S, *et al.* Fluorescent reporter proteins for the tonoplast and the vacuolar lumen identify a single vacuolar compartment in *Arabidopsis* cells. Plant Physiol, 2007, **145**(4): 1371–1382
- [32] Robinson D G, Sieber H, Kammerloher W, *et al.* PIP1 aquaporins are concentrated in plasmalemmasomes of *Arabidopsis thaliana* mesophyll. Plant Physiol, 1996, **111**(2): 645–649
- [33] Saito C, Ueda T, Abe H, *et al.* A complex and mobile structure

- forms a distinct subregion within the continuous vacuolar membrane in young cotyledons of *Arabidopsis*. *Plant J*, 2002, **29**(3): 245–255
- [34] Brugière S, Kowalski S, Ferro M, *et al.* The hydrophobic proteome of mitochondrial membranes from *Arabidopsis* cell suspensions. *Phytochemistry*, 2004, **65**(12): 1693–1707
- [35] Vera-Estrella R, Barkla B J, Bohnert H J, *et al.* Novel regulation of aquaporins during osmotic stress. *Plant Physiol*, 2004, **135** (4): 2318–2329
- [36] Calamita G, Ferri D, Gena P, *et al.* The inner mitochondrial membrane has aquaporin-8 water channels and is highly permeable to water. *J Biol Chem*, 2005, **280**(17): 17149–17153
- [37] Ferro M, Salvi D, Brugière S, *et al.* Proteomics of the chloroplast envelope membranes from *Arabidopsis thaliana*. *Mol Cell Proteomics*, 2003, **2**(5): 325–345
- [38] Amiry-Moghaddam M, Lindland H, Zelenin S, *et al.* Brain mitochondria contain aquaporin water channels: evidence for the expression of a short AQP9 isoform in the inner mitochondrial membrane. *FASEB J*, 2005, **19**(11): 1459–1467
- [39] Yasui M, Hazama A, Kwon T-H, *et al.* Rapid gating and anion permeability of an intracellular aquaporin. *Nature*, 1999, **402**(6758): 184–187
- [40] Kanwar R, Fortini M E. RETRACTED: The big brain aquaporin is required for endosome maturation and notch receptor trafficking. *Cell*, 2008, **133**(5): 852–863
- [41] Kamiya T, Tanaka M, Mitani N, *et al.* NIP1;1, an aquaporin homolog, determines the arsenite sensitivity of *Arabidopsis thaliana*. *J Biol Chem*, 2009, **284**(4): 2114–2120
- [42] Choi W-G, Roberts D M. *Arabidopsis* NIP2;1, a major intrinsic protein transporter of lactic acid induced by anoxic stress. *J Biol Chem*, 2007, **282**(33): 24209–24218
- [43] Takano J, Wada M, Ludwig U, *et al.* The *Arabidopsis* major intrinsic protein NIP5;1 is essential for efficient boron uptake and plant development under boron limitation. *Plant Cell*, 2006, **18**(6): 1498–1509
- [44] Fortin M G, Morrison N A, Verma D P S. Nodulin-26, a peribacteroid membrane nodulin is expressed independently of the development of the peribacteroid compartment. *Nucleic Acids Res*, 1987, **15**(2): 813–824
- [45] Tanaka M, Wallace I S, Takano J, *et al.* NIP6;1 is a boric acid channel for preferential transport of boron to growing shoot tissues in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2008, **20**(10): 2860–2875
- [46] Santoni V, Vinh J, Pflieger D, *et al.* A proteomic study reveals novel insights into the diversity of aquaporin forms expressed in the plasma membrane of plant roots. *Biochem J*, 2003, **373** (Pt 1): 289–296
- [47] Kaldenhoff R, Kölling A, Meyers J, *et al.* The blue light-responsive *AthH2* gene of *Arabidopsis thaliana* is primarily expressed in expanding as well as in differentiating cells and encodes a putative channel protein of the plasmalemma. *Plant J*, 1995, **7**(1): 87–95
- [48] Kammerloher W, Fischer U, Piechottka G P, *et al.* Water channels in the plant plasma membrane cloned by immunoselection from a mammalian expression system. *Plant J*, 1994, **6**(2): 187–199
- [49] Sorieul M, Santoni V, Maurel C, *et al.* Mechanisms and effects of retention of over-expressed aquaporin AtPIP2;1 in the endoplasmic reticulum. *Traffic*, 2011, **12**(4): 473–482
- [50] Daniels M J, Mirkov T E, Chrispeels M J. The plasma membrane of *Arabidopsis thaliana* contains a mercury-insensitive aquaporin that is a homolog of the tonoplast water channel protein TIP. *Plant Physiol*, 1994, **106**(4): 1325–1333
- [51] Da Ines O. Functional analysis of PIP2 aquaporins in *Arabidopsis thaliana*[D]. Ludwig Maximilians University, 2008. http://edocub.uni-muenchen.de/12029/1/Da_Ines_Olivier.pdf
- [52] Mizutani M, Watanabe S, Nakagawa T, *et al.* Aquaporin NIP2;1 is mainly localized to the ER membrane and shows root-specific accumulation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 2006, **47**(10): 1420–1426
- [53] Bienert G P, Moller A L, Kristiansen K A, *et al.* Specific aquaporins facilitate the diffusion of hydrogen peroxide across membranes. *J Biol Chem*, 2007, **282**(2): 1183–1192
- [54] Ma J F, Tamai K, Yamaji N, *et al.* A silicon transporter in rice. *Nature*, 2006, **440**(7084): 688–691
- [55] Gao Y P, Young L, Bonham-Smith P, *et al.* Characterization and expression of plasma and tonoplast membrane aquaporins in primed seed of *Brassica napus* during germination under stress conditions. *Plant Mol Biol*, 1999, **40**(4): 635–644
- [56] Gattolin S, Sorieul M, Frigerio L. Mapping of tonoplast intrinsic proteins in maturing and germinating *Arabidopsis* seeds reveals dual localization of embryonic TIPs to the tonoplast and plasma membrane. *Molecular Plant*, 2011, **4**(1): 180–189
- [57] Chaumont F, Barrieu F, Herman E M, *et al.* Characterization of a maize tonoplast aquaporin expressed in zones of cell division and elongation. *Plant Physiol*, 1998, **117**(4): 1143–1152
- [58] Muto Y, Segami S, Hayashi H, *et al.* Vacuolar proton pumps and aquaporins involved in rapid internode elongation of deepwater rice. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2011, **75**(1): 114–122
- [59] Javot H, Lauvergeat V, Santoni V, *et al.* Role of a single aquaporin isoform in root water uptake. *Plant Cell*, 2003, **15**(2): 509–522
- [60] Heinen R B, Ye Q, Chaumont F. Role of aquaporins in leaf physiology. *J Exp Bot*, 2009, **60**(11): 2971–2985
- [61] Bots M, Vergeldt F, Wolters-Arts M, *et al.* Aquaporins of the PIP2 class are required for efficient anther dehiscence in tobacco. *Plant Physiol*, 2005, **137**(3): 1049–1056
- [62] Liu D, Tu L, Wang L, *et al.* Characterization and expression of plasma and tonoplast membrane aquaporins in elongating cotton fibers. *Plant Cell Rep*, 2008, **27**(8): 1385–1394
- [63] Aroca R, Porcel R, Ruiz-Lozano J M. Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *J Exp Bot*, 2012, **63**(1): 43–57
- [64] Kaldenhoff R, Ribas-Carbo M, Sans J F, *et al.* Aquaporins and plant water balance. *Plant Cell Environ*, 2008, **31**(5): 658–666
- [65] 曹凤秋, 刘国伟, 王伟红, 等. 高等植物尿素代谢及转运的分子机理. *植物学报*, 2009, **44**(3): 273–282
- Cao F Q, Liu G W, Wang W H, *et al.* *Chin Bull Bot*, 2009, **44**(3):

- 273–282
- [66] Soto G, Alleva K, Mazzella M A, *et al.* AtTIP1;3 and AtTIP5;1, the only highly expressed *Arabidopsis* pollen-specific aquaporins, transport water and urea. *FEBS Lett*, 2008, **582**(29): 4077–4082
- [67] Borg M, Brownfield L, Khatab H, *et al.* The R2R3 MYB transcription factor DUO1 activates a male germline-specific regulon essential for sperm cell differentiation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2011, **23**(2): 534–549
- [68] Miwa K, Fujiwara T. Boron transport in plants: co-ordinated regulation of transporters. *Ann Bot*, 2010, **105**(7): 1103–1108
- [69] Choi W G. Nodulin 26-like intrinsic protein NIP2;1 and NIP7;1: characterization of transport functions and roles in developmental and stress responses in *Arabidopsis* [D]. University of Tennessee, Knoxville, Tennessee, USA. 2009. http://tracetennessee.edu/utk_graddiss/26
- [70] Li T, Choi W-G, Wallace I S, *et al.* *Arabidopsis thaliana* NIP7;1: an anther-specific boric acid transporter of the aquaporin superfamily regulated by an unusual tyrosine in helix 2 of the transport pore. *Biochemistry*, 2011, **50**(31): 6633–6641
- [71] Tanaka M, Takano J, Chiba Y, *et al.* Boron-dependent degradation of NIP5;1 mRNA for acclimation to excess boron conditions in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2011, **23**(9): 3547–3559
- [72] Tanaka M, Takano J, Chiba Y, *et al.* Boron-dependent degradation of NIP5;1 mRNA for acclimation to excess boron conditions in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2011, **23**(9): 3547–3559
- [73] Blevins D G, Lukaszewski K M. Boron in plant structure and function. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1998, **49**(1): 481–500
- [74] Reid R J, Fitzpatrick K L. Redistribution of boron in leaves reduces boron toxicity. *Plant Signal Behav*, 2009, **4**(11): 1091–1093
- [75] Skok J, McIlrath W J. Distribution of boron in cells of dicotyledonous plants in relation to growth. *Plant Physiol*, 1958, **33**(6): 428–431
- [76] Uruguchi S, Fujiwara T. Significant contribution of boron stored in seeds to initial growth of rice seedlings. *Plant Soil*, 2011, **340**(1): 435–442
- [77] Prasad G V R, Coury L A, Finn F, *et al.* Reconstituted aquaporin 1 water channels transport CO₂ across membranes. *J Biol Chem*, 1998, **273**(50): 33123–33126
- [78] Terashima I, Ono K. Effects of HgCl₂ on CO₂ dependence of leaf photosynthesis: evidence indicating involvement of aquaporins in CO₂ diffusion across the plasma membrane. *Plant Cell Physiol*, 2002, **43**(1): 70–78
- [79] Uehlein N, Lovisolo C, Siefritz F, *et al.* The tobacco aquaporin NtAQP1 is a membrane CO₂ pore with physiological functions. *Nature*, 2003, **425**(6959): 734–737
- [80] Flexas J, Ribas-Carbo M, Hanson D, *et al.* Tobacco aquaporin NtAQP1 is involved in mesophyll conductance to CO₂ *in vivo*. *Plant J*, 2006, **48**(3): 427–439
- [81] Hanba Y T, Shibasaki M, Hayashi Y, *et al.* Overexpression of the barley aquaporin HvPIP2;1 increases internal CO₂ conductance and CO₂ assimilation in the leaves of transgenic rice plants. *Plant Cell Physiol*, 2004, **45**(5): 521–529
- [82] Katsuhara M, Shibasaki M. Barley root hydraulic conductivity and aquaporins expression in relation to salt tolerance. *Soil Sci Plant Nutr*, 2007, **53**(4): 466–470
- [83] Aharon R, Shahak Y, Wininger S, *et al.* Overexpression of a plasma membrane aquaporin in transgenic tobacco improves plant vigor under favorable growth conditions but not under drought or salt stress. *Plant Cell*, 2003, **15**(2): 439–447
- [84] Uehlein N, Sperling H, Heckwolf M, *et al.* The *Arabidopsis* aquaporin PIP1;2 rules cellular CO₂ uptake. *Plant Cell Environ*, 2012, **35**(6): 1077–1083, doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02473.x
- [85] Majeed Zargar S, Nazir M, Kumar Agrawal G, *et al.* Silicon in plant tolerance against environmental stressors: towards crop improvement using omics approaches. *Current Proteomics*, 2010, **7**(2): 135–143
- [86] Sharaf A E M M. Improvement growth, and yield of wheat plants grown under salinity stress by using silicon. *J Am Sci*, 2010, **6**(11): 559–566
- [87] Yamaji N, Mitatni N, Ma J F. A transporter regulating silicon distribution in rice shoots. *Plant Cell*, 2008, **20**(5): 1381–1389
- [88] Ma J F. Silicon uptake and translocation in plants. UC Davis: The proceedings of the international plant nutrition colloquium XVI, 2009, UC Davis: Department of Plant Sciences
- [89] 张玉秀, 刘金光, 柴团耀, 等. 植物对硅的吸收转运机制研究进展. *生物化学与生物物理进展*, 2011, **38**(5): 400–407
- Zhang Y X, Liu J G, Chai T Y, *et al.* *Prog Biochem Biophys*, 2011, **38**(5): 400–407
- [90] Moore K L, Schröder M, Wu Z, *et al.* High-Resolution secondary ion mass spectrometry reveals the contrasting subcellular distribution of arsenic and silicon in rice roots. *Plant Physiol*, 2011, **156**(2): 913–924
- [91] Fetter K, Van Wilder V, Moshelion M, *et al.* Interactions between plasma membrane aquaporins modulate their water channel activity. *Plant Cell*, 2004, **16**(1): 215–228
- [92] Zelazny E, Borst J, Muylaert M, *et al.* FRET imaging in living maize cells reveals that plasma membrane aquaporins interact to regulate their subcellular localization. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, **104**(30): 12359–12364
- [93] Temmei Y, Uchida S, Hoshino D, *et al.* Water channel activities of *Mimosa pudica* plasma membrane intrinsic proteins are regulated by direct interaction and phosphorylation. *FEBS Lett*, 2005, **579**(20): 4417–4422
- [94] Mahdieh M, Mostajeran A, Horie T, *et al.* Drought stress alters water relations and expression of PIP-type aquaporin genes in *Nicotiana tabacum* plants. *Plant Cell Physiol*, 2008, **49**(5): 801–813
- [95] Horie T, Kaneko T, Sugimoto G, *et al.* Mechanisms of water transport mediated by PIP aquaporins and their regulation *via* phosphorylation events under salinity stress in barley roots. *Plant Cell Physiol*, 2011, **52**(4): 663–675
- [96] Prak S, Hem S, Boudet J, *et al.* Multiple phosphorylations in the C-terminal tail of plant plasma membrane aquaporins: role in subcellular trafficking of AtPIP2;1 in response to salt stress. *Mol*

- Cell Proteomics, 2008, **7**(6): 1019–1030
- [97] Li X, Wang X, Yang Y, *et al.* Single-molecule analysis of PIP2;1 dynamics and partitioning reveals multiple modes of *Arabidopsis* plasma membrane aquaporin regulation. *Plant Cell*, 2011, **23**(10): 3780–3797
- [98] Ivanov I I, Fedorov G E, Gus' kova R A, *et al.* Permeability of lipid membranes to dioxygen. *Biochem Biophys Res Commun*, 2004, **322**(3): 746–750
- [99] Koder R L, Anderson J L R, Solomon L A, *et al.* Design and engineering of an O₂ transport protein. *Nature*, 2009, **458** (7236): 305–309

A Brief Analysis of Subcellular Distribution and Physiological Functions of Plant Aquaporins*

PANG Yong-Qi¹⁾, WANG Gao-Qi²⁾, WANG Xu-Chu¹⁾, CHEN Jia²⁾, WANG Xue-Chen^{2)**}

¹⁾ *Institute of Tropical Bioscience and Biotechnology, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences,*

Key Laboratory of Biology and Genetic Resources of Tropical Crops, Haikou 571101, China;

²⁾ *State Key Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry, College of Biological Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China)*

Abstract Aquaporins (AQPs) got their name from the water transport ability, and recently, their multi-transport activities and multiple physiological functions were also frequently reported. This review focused on the analysis of recent progress on physiological functions and subcellular localizations of plant aquaporins. The relationship between the multi-physiological functionality and the multiple intracellular localizations and redistribution of plant aquaporins were also thoroughly discussed, thus raising questions about the current research and research direction for plant aquaporins. To reveal the possible mechanism on the multiple physiological functions, it is necessary and essential to analyze the connections between functions and tissue and subcellular localizations in future.

Key words aquaporin, transport activity, multi-functionality, subcellular localization

DOI: 10.3724/SP.J.1206.2011.00617

* This work was supported by grants from The National Natural Science Foundation of China (31200199), National Basic Research Program of China (2012CB114204) and National Nonprofit Institute Research Grant of CATAS-ITBB (ITBB110102).

**Corresponding author.

Tel: 86-10-62732706, E-mail: xcwang@cau.edu.cn

Received: December 26, 2011 Accepted: February 27, 2012